Sur l'articulation occipito-vertébrale des Uropeltidæ *(Ophidiens fouisseurs)*

par Robert Hoffstetter.

Les *Uropeltidæ* constituent une famille de petits Serpents fouisseurs, très localisés géographiquement puisqu'ils n'habitent que Ceylan et la pointe de la péninsule indienne, au Sud du 19e parallèle. Leurs caractères sont suffisamment tranchés pour que, dès 1831, J. Müller les ait séparés des *Typhlopidea* de Fitzinger pour en faire une famille spéciale, les *Uropeltacea*, dont l'individualité a toujours été admise depuis. L'étude de cette famille a été reprise par W. Peters en 1861 [1] et surtout par L. Baumeister en 1908 [2].

Parmi leurs particularités squelettiques, l'une de celles qui me paraissent devoir retenir spécialement l'attention concerne la structure de l'articulation occipito-vertébrale.

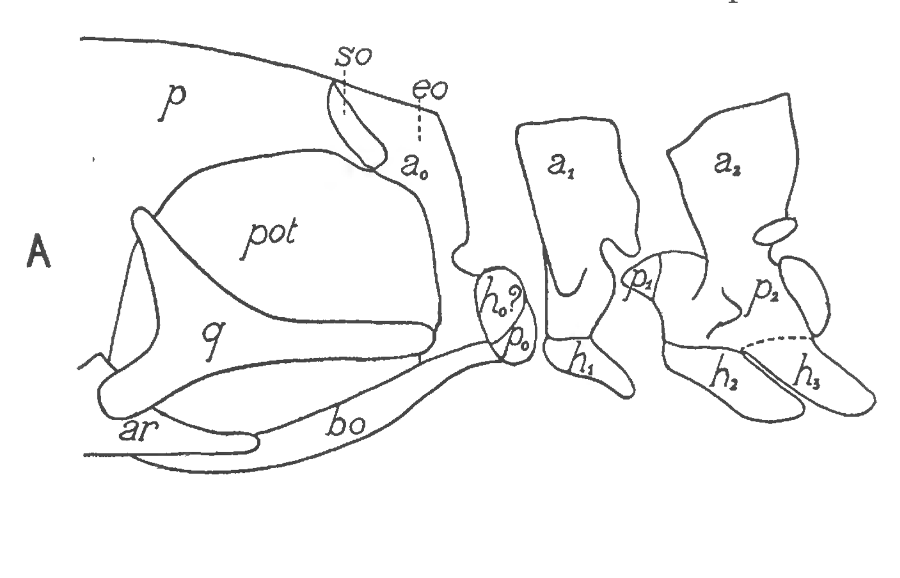
On sait que, chez les Ophidiens, le condyle occipital est habituellement réniforme ; il est constitué axialement par la basioccipital et latéralement par les exoccipitaux. Ces deux derniers éléments ceinturent le foramen occipital, formant au-dessus du condyle un toit comparable à un arc vertébral, et repoussant vers l'avant le supraoccipital qui ne participe plus à la bordure du foramen. La première vertèbre libre, ou atlas, est incomplète ; elle comprend son arc neural refermé en bas par l'hypocentrum 1 ; un ligamentum transversum relie deux apophyses latérales internes de l'arc neural. L'axis est une vertèbre complexe qui a reçu le pleurocentrum de l'atlas, constituant une apophyse odontoïde en avant de son propre centrum ; ce dernier porte deux hypapophyses successives, dues aux hypocentra 2 et 3 [3].

Les descriptions de L. Baumeister [4] concernant *Rhinophis planiceps* Peters et *Rh. trevelyanus* (Kelaart), et les observations que j'ai pu faire sur *Rh. Blythii* Kelaart montrent, chez ces trois Uro-

1. W. Peters.. *De Serpentum familia Uropeltaceorum*, Berlin, 1861.
2. L. Baumeister. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Rhinophiden, *Zool. Jahrb. Anat.*, **26**, pp. 423-526, Jena, 1908.
3. Voir R. Hoffstetter, Cont. à l'ét. des *Elapidæ* actuels et fossiles et de l'Ostéologie des Ophidiens, pp. 25-29, *Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, **15**, Mém. 3, Lyon, 1939.
4. *Loc. cit.*, pp. 464-467 et 499-502.

peltidés cinghalais, une structure notablement différente de la précédente.

Ici encore, les exoccipitaux forment le plafond du foramen occipital, mais sont très en retrait par rapport au condyle. Vers le bas et vers l'arrière, ils se soudent intimement au basioccipital et il n'est



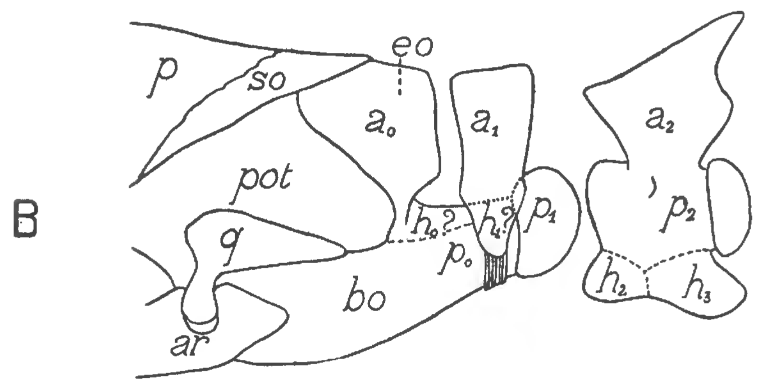


Fig. 1. — Articulation occipito-vertébrale chez *Typhlops Steinhausi* Werner (A) et chez *Rhinophis Blythii* Kelaart (B).

p : pariétal ; *so* : supraoccipital ; *eo* : exoccipital ;
pot : prootique ; *bo* : basioccipital ; *q* : quadratum ; *ar* : articulaire ;
a_0, a_1, a_2 : arcs neuraux des proatlas, atlas et axis ;
p_0, p_1, p_2 : pleurocentra ;
h_0, h_1, h_2, h_3 : hypocentra.

plus possible de reconnaître dans le col du condyle la participation des trois éléments. Celle-ci est cependant observée, d'après L. Baumeister, dans les stades très jeunes [1]. Le condyle lui-même, indivis,

1. Il est regrettable que L. Baumeister ne précise pas davantage ce point important en figurant la coupe et en indiquant l'endroit exact où elle a été faite. Le contexte permet cependant de supposer qu'elle concerne le « col du condyle » et non le condyle lui-même que l'auteur distingue partout ailleurs sous le nom de « tête articulaire » *(Gelenkkopf)*.

presque sphérique, fortement saillant vers l'arrière, est porté par le seul basioccipital.

Au-dessus du condyle, prolongeant le toit formé par les exoccipitaux, deux petites pièces lamelleuses latérales plafonnent le canal neural ; elles représentent l'arc neural de l'atlas et montrent les plus grandes analogies avec le proatlas, tel qu'on le rencontre chez *Sphenodon* et chez divers Reptiles fossiles. Elles sont réunies dorsalement entre elles et antérieurement avec la boîte crânienne par du tissu fibreux. Inférieurement, elles s'élargissent pour se terminer chacune par une pièce triangulaire, longtemps cartilagineuse : il en résulte la formation de deux apophyses internes réunies par le ligamentum transversum, et de deux pointes inférieures reliées par une boucle fibreuse qui ceinture inférieurement le col du condyle.

Après avoir traversé l'anneau fibreux de l'atlas, le condyle s'articule directement avec l'axis. Celui-ci n'est pas prolongé antérieurement par une apophyse odontoïde. Il présente sensiblement la structure classique des vertèbres d'Ophidiens. Son centrum porte en avant une cavité glénoïde subhémisphérique et en arrière un condyle de même forme ; les deux faces articulaires sont recouvertes d'un cartilage épais. L'arc neural, très relevé en arrière où il montre un zygantrum, forme en avant une lèvre mince, arrondie, qui représente le zygosphène sans facettes articulaires. A la face inférieure de la vertèbre, une hypapophyse postérieure est précédée d'un simple renflement, saillant au-dessous et en avant de la cavité glénoïde, et correspondant à l'hypapophyse antérieure habituelle.

L. Baumeister ne voit rien dans cette structure qui diffère essentiellement de ce qu'on rencontre habituellement chez les Serpents. Le condyle indivis ne serait qu'un condyle tripartite à éléments intimement soudés. L'atlas, outre son arc neural, aurait conservé une partie de son centrum (hypocentrum ?) sous la forme des deux pièces cartilagineuses (*kw* 1 : Fig. 20, Taf. 25 et Fig. 22, Taf. 26) réunies par le ligamentum transversum [1]. L'axis aurait acquis sa morphologie particulière par suite de l'écrasement du pleurocentrum de l'atlas qui, au lieu de former une apophyse odontoïde saillante, serait réduit à un simple ménisque cartilagineux recouvrant la surface de la cavité glénoïde de l'axis. Par ailleurs, il convient de noter que le même auteur ne rencontre, même dans les stades les plus jeunes, aucune formation cartilagineuse intervertébrale [2] homologue de celles qui recouvrent toutes les cavités glénoïdes suivantes.

Je crois pouvoir proposer ici une interprétation toute différente. L'examen de la Fig. 22, Taf. 26, de L. Baumeister (coupe horizon-

1. *Loc. cit.*, p. 500 : « ... zwei kurzen halbmondförmigen Knorpelstücken, welche sich vom Atlaskörper abgespalten haben und dessen laterale Spangen darstellen. »
2. *Loc. cit.*, p. 502 : « Gegen den Atlas hin kann eine solche (Intervertebralscheibe) auch auf ganz jungen Stadien nicht mehr aufgefunden werden. »

tale à travers l'atlas et l'axis d'un *Rhinophis planiceps* de 6 cm. de long) montre qu'il y a homologie complète entre les cartilages qui recouvrent toutes les cavités glénoïdes, *y compris celle de l'axis.* Dans cette dernière vertèbre, il ne peut donc représenter le pleuro-

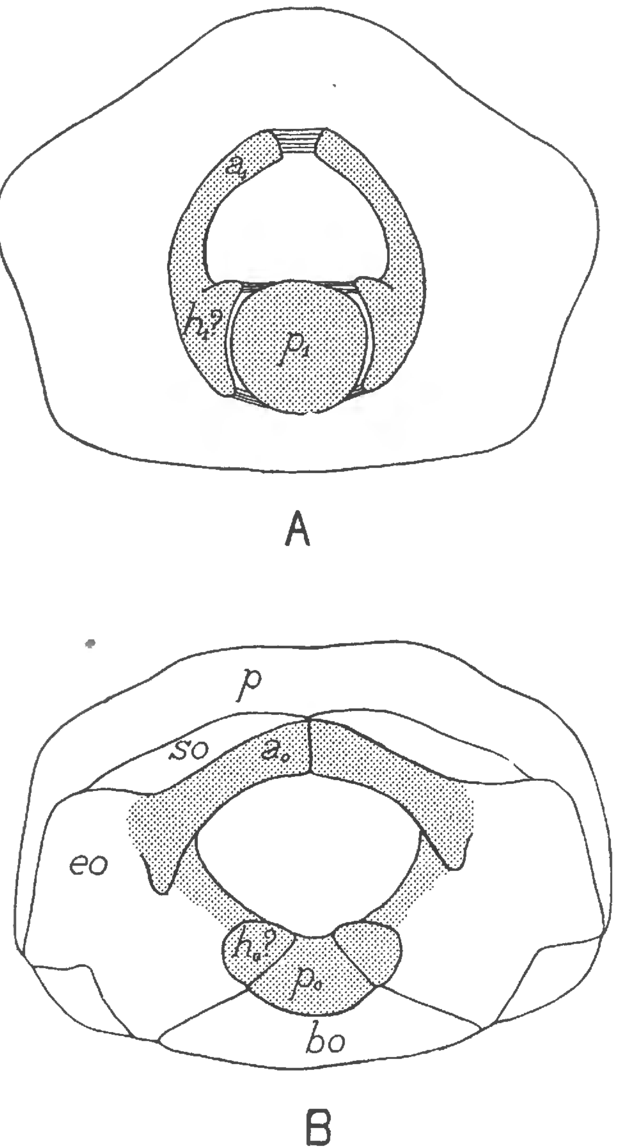


Fig. 2. — Comparaison des éléments de l'atlas de *Rhinophis Blythii* Kelaart (A) et du proatlas de *Typhlops Steinhausi* Werner (B).
Voir fig. 1 pour la légende.

centrum de l'atlas. Il faut alors admettre que ce dernier, au lieu de se fixer à la partie antérieure de l'axis pour y former l'apophyse odontoïde, est venu se souder au basioccipital pour se substituer fonctionnellement au condyle habituel, et constituer une articulation absolument homologue aux condyles vertébraux. De ce fait, l'axis, privé de tout élément atlantien, présente le type procœle de toutes les

autres vertèbres, dont il ne diffère plus guère que par la présence d'un rudiment d'hypapophyse antérieure. On peut remarquer que le pleurocentrum 2 (corps de l'axis) et l'hypocentrum 2 (hypapophyse antérieure) restent en contact avec le nouveau condyle, c'est-à-dire avec le pleurocenrum 1 qui leur est soudé chez les autres Ophidiens. Quant à l'atlas, il comprend comme de coutume son arc neural libre, qui protège le canal neural au-dessus du col du condyle, et qui occupe donc une position normale, antéro-supérieure par rapport à son pleurocentrum. Les deux pièces cartilagineuses qui le prolongent vers le bas restent encore de signification énigmatique et deux interprétations peuvent être données à leur égard. Leurs relations sembleraient prouver qu'elles ne sont qu'une dépendance de l'arc neural, car c'est habituellement ce dernier qui porte les apophyses internes entre lesquelles est tendu le ligamentum transversum ; il faudrait alors admettre que l'atlas a perdu son hypocentrum, ce qui s'accorderait d'ailleurs avec la tendance générale observée chez les vertèbres d'Amniotes et notamment chez les vertèbres dorsales postérieures des Ophidiens. Mais l'observation de L. Baumeister, selon laquelle ces cartilages seraient des éléments indépendants de l'arc neural et « séparés du corps de l'atlas », conduit à admettre qu'ils représentent l'hypocentrum 1, c'est-à-dire les deux basiventralia de l'atlas, restées ici disjointes et reliées seulement par les deux ligaments fibreux qui embrassent le condyle. Ceci impliquerait la substitution de l'hypocentrum à l'arc neural dans ses relations avec le ligamentum transversum. J'adopterai cependant ici, provisoirement, la dernière interprétation, en souhaitant qu'une étude embryologique précise vienne définitivement élucider ce point.

Ces observations conduisent à considérer le genre *Rhinophis* comme un nouvel exemple de la variabilité de position du joint occipito-vertébral et démontrent une fois de plus la non-homologie des condyles occipitaux chez les Vertébrés. Nous assistons en somme ici à la participation partielle d'un nouvel arc vertébral à la constitution de la région occipitale du crâne. Cette fusion partielle est particulièrement intéressante par l'analogie qu'elle montre entre le reste atlantien de *Rhinophis* et le proatlas de divers Reptiles dont l'interprétation a été si longuement discutée. Une telle analogie permet de confirmer la conception actuellement classique, selon laquelle le dernier élément représente l'arc neural de la vertèbre proatlantienne, dont le centrum (pleuro- ou hypo-) a formé le condyle occipital.

Il est naturel de penser que, chez les Ophidiens, la suture du proatlas au crâne s'est opérée en suivant un processus analogue à celui qui joue ici aux dépens de l'atlas. Cette hypothèse est d'ailleurs confirmée par l'analogie frappante qui apparaît entre les divers éléments de l'atlas de *Rhinophis* et les différentes parties qui

entourent le foramen occipital des autres Ophidiens (fig. 2). On est ainsi amené à considérer la partie axiale du condyle de ces derniers, soudée au basioccipital, comme représentant le pleurocentrum du proatlas. L'arc neural de la même vertèbre, se soudant intimement aux exoccipitaux, aurait formé le toit et les côtés du foramen et provoqué ainsi le refoulement vers l'avant du supraoccipital. Quant aux parties latérales du condyle, elles correspondent certainement aux pièces cartilagineuses inféro-latérales supportées par l'arc neural de l'atlas de *Rhinophis.* On peut donc les interpréter comme les basiventralia (hypocentrum) disjointcs du proatlas... ou peut-être comme des dépendances de l'arc neural de la même vertèbre ?

L'étude embryologique précise du condyle occipital des Ophidiens n'a jamais été faite. Classiquement, par analogie avec celui des Sauriens et des Rhynchocéphales, on le considère comme d'origine hypocentrale [1]. D'après les présentes observations, il semblerait plus logique de voir en lui une formation complexe : il faut d'ailleurs remarquer qu'il ne s'agit pas ici d'un condyle *unique*, comme on le dit couramment, mais bien *triple.* La partie axiale serait d'origine pleurocentrale et par conséquent homologue du condyle unique des Crocodiliens, Chéloniens et Oiseaux. Les parties latérales seraient d'origine indépendante, vraisemblablement hypocentrale, et pourraient se comparer au double condyle des Mammifères ; chez ceux-ci, la partie axiale, pleurocentrale, s'est soudée au pleurocentrum de l'atlas pour former l'apophyse odontoïde, d'où la disjonction du double condyle hypocentral, seul élément articulaire du crâne.

Par ailleurs, je ne serais pas surpris qu'une révision de la question entraînat la même interprétation pour le condyle des Sauriens. Ici encore, on retrouve souvent la même subdivision en trois éléments, notamment chez *Gekko* et *Agama.* Plus fréquemment, par exemple chez *Lacerta*, *Chalcides*, *Varanus* et *Ophisaurus*, le condyle apparaît indivis, mais conserve le même contour réniforme ; il est alors probable qu'il résulte d'une fusion intime des trois mêmes éléments. Enfin, chez *Amphisbæna*, le condyle est plus étroit et présente un sillon médian ; il rappelle de très près, malgré la fusion des éléments, la forme de celui de certains Ophidiens fouisseurs, comme *Cylindrophis*, où les éléments latéraux ont pris une plus grande importance et sont venus en contact, tandis que se réduisait la partie pleurocentrale.

La conformation si particulière du joint cranio-vertébral, générale semble-t-il chez *Rhinophis*, se rencontre également dans le genre voisin *Silybura*, si l'on en croit la figure donnée par G.-A. Bou-

1. Voir G. R. de Beer. *The Development of the Vertebrate Skull*, p. 386, Oxford, 1937.

LENGER [1], concernant le crâne de *S. grandis* (Beddome). Faute de matériel, je ne suis pas en mesure d'indiquer si ce caractère existe également, comme il est probable, chez les autres membres de la famille des *Uropeltidæ*.

Quelle peut être la signification physiologique d'une telle particularité ? Pour L. BAUMEISTER, la disparition de l'apophyse odontoïde, déjà observée chez les Gymnophiones par K. PETER, assurerait à la tête une plus grande mobilité, nécessitée par la vie fouisseuse. Cette interprétation ne me semble pas satisfaisante. En effet, la mobilité de la tête des Serpents, très marquée chez les formes banales, paraît au contraire réduite chez tous les types fouisseurs. Cette réduction apparaît d'ailleurs au simple examen du squelette céphalique : ce dernier montre des os lisses dans leur ensemble, sans apophyses saillantes pour l'insertion des muscles protracteurs de la tête, et ce caractère se retrouve aussi bien chez les *Typhlopidæ*, *Leptotyphlopidæ*, *Anilidæ*, *Uropeltidæ* et *Xenopeltidæ* que chez les formes fouisseuses appartenant aux *Boïdæ* ou aux Cænophidiens.

Il semble au contraire que, pour un animal qui creuse la terre sans intervention de pattes spécialisées, la consolidation de la tête représente une nécessité première. Elle est d'abord obtenue par un solide encastrement de tous les os du crâne. Mais il est évident que la structure dissociée de l'atlas normal constitue, en arrière de la tête, un point particulièrement faible. Au contraire, la réalisation d'une articulation condyle-cavité glénoïde, analogue à celle qui unit les autres vertèbres entre elles, est pour l'animal une adaptation des plus utiles.

On peut, avec quelque vraisemblance, considérer qu'il existe une corrélation entre cette adaptation et la longueur inusitée de la région dorsale antérieure de *Rhinophis*. Chez *R. Blythii*, en effet, sur 153 vertèbres, 40, c'est-à-dire plus de un quart, possèdent des hypapophyses développées. Ce rapport est considérable si on le compare aux chiffres trouvés chez les autres Serpents fouisseurs. Si, comme le pense F. NOPCSA [2], les vertèbres dorsales antérieures correspondent au cou des Vertébrés tétrapodes, il faut admettre que la plupart des Ophidiens fouisseurs, qui ont conservé l'articulation occipito-vertébrale normale, ont obtenu une consolidation de la tête par un raccourcissement de la région cervicale, particulièrement faible et flexible. Les *Uropeltidæ* représentent une autre voie évolutive, aboutissant au même résultat par un processus différent : le « cou » restant normal, le raidissement de la tête se serait réalisé par la modification articulaire étudiée.

1. G. A. BOULENGER. *Catalogue of the Snakes in the Brit. Mus. N. H.*, I, fig. 9, p. 138, London, 1893.
2. F. NOPCSA. *Eidolosaurus* und *Pachyophis*, zwei neue Neocom-Reptilien, p. 148 *Palaeontographica*, **65**, Stuttgart, 1924.

L'étude anatomique de ces curieuses formes d'Ophidiens ne résout que partiellement les problèmes qu'elle soulève. On ne saurait trop souhaiter que de nouvelles recherches embryologiques et peut-être des trouvailles paléontologiques vinssent s'ajouter à ces observations en vue d'une solution plus complète des questions posées ici.

Ces quelques observations ont été effectuées au Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon, sur un matériel mis obligeamment à ma disposition par le Directeur, M. Cl. Gaillard, à qui j'adresse ici mes plus vifs remerciements.

Muséum d'Histoire naturelle de Lyon et Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum de Paris.